REVISTA
CIENCIAS NATURALES
Facultad de Ciencias Naturales · Universidad Nacional de Salta
Vol. 1(1): 1-9

Morfología comparativa de los estróbilos de seis especies sudamericanas del género *Selaginella* (Lycophyta)

Comparative strobili morphology of six South American species of the genus *Selaginella* (Lycophyta)

Priscila D. López[1,2] & Marina C. Labiano[1]

Resumen

El género *Selaginella* es heterospórico, con microesporangios y megaesporangios en estróbilos terminales. Se plantea el estudio de la morfología de los estróbilos, los esporofilos, y distribución y tipo de los esporangios de seis especies sudamericanas, *S. convoluta*, *S. microphylla*, *S. novae-hollandiae*, *S. peruviana*, *S. sellowii* y *S. sulcata,* mediante observaciones con microscopia óptica y electrónica de barrido. Predomina la forma tetrágona del estróbilo sobre la bilateral, los esporofilos son generalmente deltoides, la distribución de los megasporangios y microsporangios tiene cuatro patrones, tres son comunes a otras especies, solo uno, el Tipo III, es específico para *S. sulcata;* el patrón más recurrente posee microesporangios sobre la cara dorsal y megaesporangios sobre la cara ventral de los estróbilos. Los esporangios abortados son frecuentes en todas las especies, una especie, *S. sulcata* tiene esporofilos sin contenido. Los caracteres morfológicos de los estróbilos, forma y tamaño; la morfología de los esporofilos, y la distribución de los esporangios en los estróbilos identifican a cada especie. Se presentan ilustraciones y tabla con datos comparativos.

Palabras clave: Esporangios abortados; Esporofilos; Licófitas; Megasporangios; Microsporangios

Abstract

The genus *Selaginella* is heterosporic, with microsporangia and megasporangia in terminal strobili. The morphology of the strobilus, sporophylls, and distribution and type of sporangia of six South American species, *S. convoluta, S. microphylla, S. novae-hollandiae, S. peruviana, S. sellowii* and *S. sulcata*, were studied by optical and scanning microscopy. The tetragonal form of the strobilus predominates over the bilateral, the sporophylls are generally deltoid, the distribution of megasporangia and microsporangia has four patterns, three are common to other *Selaginella* species, only one, Type III, is specific for *S. sulcata*; the most recurrent pattern is arrangement of microsporangia on the dorsal side (upper) and megasporangia on the ventral side (lower) of the strobili. Aborted sporangia are frequent in all species, one species, *S. sulcata* has sporophylls without content. The morphological characters of the strobili, shape and size; the morphology of the sporophylls, and the distribution of sporangia in the strobili identify each species. Illustrations and a table with comparative data are presented.

Keywords: Aborted sporangia; Lycophytes; Megasporangia; Microsporangia; Sporophylls

1. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Av. Bolivia 5150 (A4408FVL), Salta, Argentina.
2. Instituto de Bio y Geo Ciencias del NOA (IBIGEO-CONICET), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Av. Bolivia 5150 (A4408FVL), Salta, Argentina. damarispl067@gmail.com

Recibido: 5/9/2022 Aceptado:10/11/2022 Publicado:16/12/2022 Editado: Olga G. Martínez

INTRODUCCIÓN

La familia Selaginellaceae Willk., con el género *Selaginella* P.Beauv., corresponde a uno de los tres linajes de Licófitas con notable antigüedad geológica, de unos 383 millones de años (Klaus *et al*., 2016). Es un género cosmopolita que agrupa unas 800 especies (Korall & Kenrick, 2002; Zhou & Zhang, 2015) que habitan desde bosques tropicales hasta desiertos (Jermy, 1990; Arrigo *et al*., 2013).

Son plantas herbáceas, terrestres, epipétricas o epífitas; con raíces que se originan en un órgano filiforme, denominado rizóforo; las hojas son uninervadas, isomorfas o heteromorfas, tienen una proyección membranosa en la axila, la lígula. Son heterospóricas, con esporangios protegidos por esporofilos agrupados en estróbilos dispuestos en los extremos de las ramificaciones; los microesporangios con numerosas microsporas y los megaesporangios con cuatro megásporas (Tryon & Lugardon, 1991; Mickel *et al.*, 2004).

La morfología de los estróbilos tiene relación directa con el tipo de esporofilo, monomorfo o dimorfo, y con la disposición de los esporofilos sobre el eje del estróbilo, helicoidal o en cuatro hileras dorso-ventrales. Los estróbilos con esporofilos dimorfos son bilaterales, y son resupinados cuando los esporofilos más pequeños se ubican sobre el plano ventral (Quansah & Thomas, 1985; Singh *et al*., 2014). De acuerdo a Sykes & Stiles (1910), Horner & Arnott (1963), Fraile & Riba (1981), Dahlen (1988), Quansah (1988) y Singh *et al*. (2014) la forma de los estróbilos es relevante en la taxonomía del género *Selaginella*.

La morfología de los estróbilos es un carácter que facilita la delimitación de subgéneros en clasificaciones morfológicas y moleculares (Walton & Alston, 1938; Jermy, 1986; Zhou *et al*., 2015). Recientemente, Weststrand & Korall (2016) delimitaron siete subgéneros soportados por análisis de ADN y morfología de los estróbilos entre otros caracteres, así cinco subgéneros, *Ericetorum* Jermy, *Exaltatae* Weststrand & Korall, *Gymnogynum* (P. Beauv.) Weststrand & Korall, *Lepidophyllae* (Li Bing Zhang & X.M. Zhou) Weststrand & Korall y *Rupestrae* Weststrand & Korall tienen estróbilos tetrágonos con esporofilos monomorfos y los dos restantes, subg. *Selaginella* presenta estróbilos con esporofilos monomorfos de disposición helicoidal, y el subg. *Stachygynandrum* tiene estróbilos bilaterales con esporofilos dimorfos.

En los estróbilos, la morfología de los esporofilos facilita la identificación de las especies (Dahlen, 1988; Singh *et al*., 2014). En los esporofilos de los estróbilos bilaterales, se observó una proyección basal que protege a los esporangios, denominada “dorsal flap” (Sykes & Stiles, 1910), “laminal flap” (Mukhopadhyaya & Sen, 1981) o “sporophyll-pteryx” (Quansah & Thomas, 1985; Singh *et al*. 2014).

La distribución de los esporangios en los estróbilos no es uniforme en el género, se han registrado especies con estróbilos con uno solo tipo de esporangios, megaesporangios o microesporangios, otras con ambos tipos de esporangios dispersos, sin una organización definida, o dispuestos según patrones especificos, tales como, megaesporangios en la base y microesporangios en el ápice del estróbilo; megaesporangios sobre lado ventral y microesporangios sobre lado dorsal del estróbilo; microesporangios en la base y ápice del estróbilo y megaesporangios en zona intermedia, y estróbilos con un megaesporangio en la base y el resto formado por microesporangios (Horner & Arnott, 1963; de La Sota & Morbelli, 1980; Fraile & Riba, 1981; Quansah, 1988).

En el marco del estudio del género *Selaginella*, se plantea el estudio de los estróbilos de seis especies sudamericanas, *Selaginella convoluta* (Arn.) Spring, *S. microphylla* (Kunth) Spring, *S. novae-hollandiae* (Sw.) Spring, *S. peruviana* (Milde) Hieron., *S. sellowii* Hieron. y *S. sulcata* (Desv. ex Poir.) Spring ex Mart., con el objetivo de ampliar el conocimiento de estas especies para aportar datos morfológicos que contribuyan a su caracterización específica.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio proviene de colecciones realizadas en ambientes naturales del noroeste argentino. Los ejemplares de referencia se depositaron en el herbario MCNS (Thiers, 2022). Además, se revisaron las colecciones depositadas en MCNS y USZ.

Material estudiado:

Selaginella convoluta. BOLIVIA. Dpto. Santa Cruz, Prov. Velasco: Parque Nacional Noel Kempff, Estancia San Miguelito, 200 km al este de Santa Cruz, puesto San Pablo, 260 m s.m., 7-4-1995, Alfredo Fuentes C. 714B, (USZ 33500); Reserva Bajo Paragua, Cerro Pelao, Afloramiento granítico, sobre laja en suelos superficiales, 400 m s.m., 21-9-1993, Killen *et al.* 6210 (USZ 33507).

Selaginella microphylla. ARGENTINA. Prov. Salta: Dpto. Chicoana, Los Laureles, 1383 m s.m., 3-5-2021, Labiano *et al*. 05 (MCNS); Dpto. Guachipas, Carahuasi, 1680 m s.m., 9-V-2021, López *et al*. 241 (MCNS); Dpto. Orán, Angosto de Paraní,1091 m s.m., 13-10-2019, López *et al*. 77 (MCNS).

Selaginella novae-hollandiae. ARGENTINA. Prov. Salta: Dpto. Chicoana, Los Laureles, 1380 m s.m., 3-5-2021, Labiano *et al*. 08 (MCNS); Dpto. Guachipas, Cuesta del Lajar, 1856 m s.m., 9-5-2021, López *et al*. 217 (MCNS); Dpto. La Caldera, 1506 m s.m., 28-3-2021, López *et al*. 151 (MCNS); Dpto. Capital, San Lorenzo, Quebrada de San Lorenzo, 1500 m s.m., 8-6-2019, López *et al*. 30 (MCNS).

Selaginella peruviana. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Tafí del Valle, Las Carreras, 2355 m s.m., 11-6-2021, López *et al*. 261 (MCNS).

Selaginella sellowii. ARGENTINA. Prov. Salta: Dpto. Capital, Arroyo Castellanos, 1375 m s.m., 26-6-1988, Palací *et al*. 1105 (MCNS 010552); Dpto. Rosario de Lerma, Campo Quijano, 1718 m s.m., 9-4-2021, López *et al*. 166 (MCNS).

Selaginella sulcata. ARGENTINA. Prov. Salta: Dpto. Santa Victoria, Los Toldos, Reserva El Nogalar, 1600 m s.m., 6-7-1998, Martínez *et al*. 665 (MCNS 010564); Dpto. Orán, Los Naranjos, 1000 m s.m., 18-6-2008, Martínez & Prado 1764 (MCNS 010568); Aguas Blancas, 843 m s.m., 19-7-1986, Palací 661 (MCNS 010563).

De cada ejemplar estudiado, se seleccionaron 10 estróbilos, de cada uno 10 esporofilos y esporangios. Las muestras para estudios con microscopía de luz fueron fijadas con F.A.A. (1:1:8 v/v/v formaldehido: ácido acético glacial: alcohol etílico 80%) y en glutaraldehído para observaciones con microscopía electrónica de barrido (MEB).

Los esporofilos y esporangios se diafanizaron con KOH al 5% durante cinco minutos (Dizzeo de Strittmater, 1973), la tinción se realizó con safranina diluida en agua y se montaron en gelatina-glicerina.

Las descripciones morfológicas se realizaron según Lellinger (2002), Beentje (2010) y Singh *et al*. (2014). La morfología de los estróbilos y esporangios se describió considerando los siguientes caracteres: cantidad de estróbilos por individuo; tipo, longitud y ancho de los estróbilos; cantidad y distribución de mega y microesporangios fértiles y abortados por estróbilo; y forma y dimensiones de esporofilos (longitud, ancho, base, margen, ápice).

Las muestras fueron observadas con microscopio de luz Olympus DP25 con cámara digital (software DP2-BSW) y microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL JSM 6480 LV SEM (Japón) del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido y Microanálisis (LASEM) de la Universidad Nacional de Salta.

RESULTADOS

Los estróbilos de las seis especies estudiadas, son erectos a ligeramente erectos y perpendiculares a la ramificación principal en todas las especies (Fig. 1). La cantidad máxima de estróbilos en plantas adultas es de 22 a 110 (Tabla 1), correspondientes a *S. peruviana* y *S. sellowii* respectivamente.

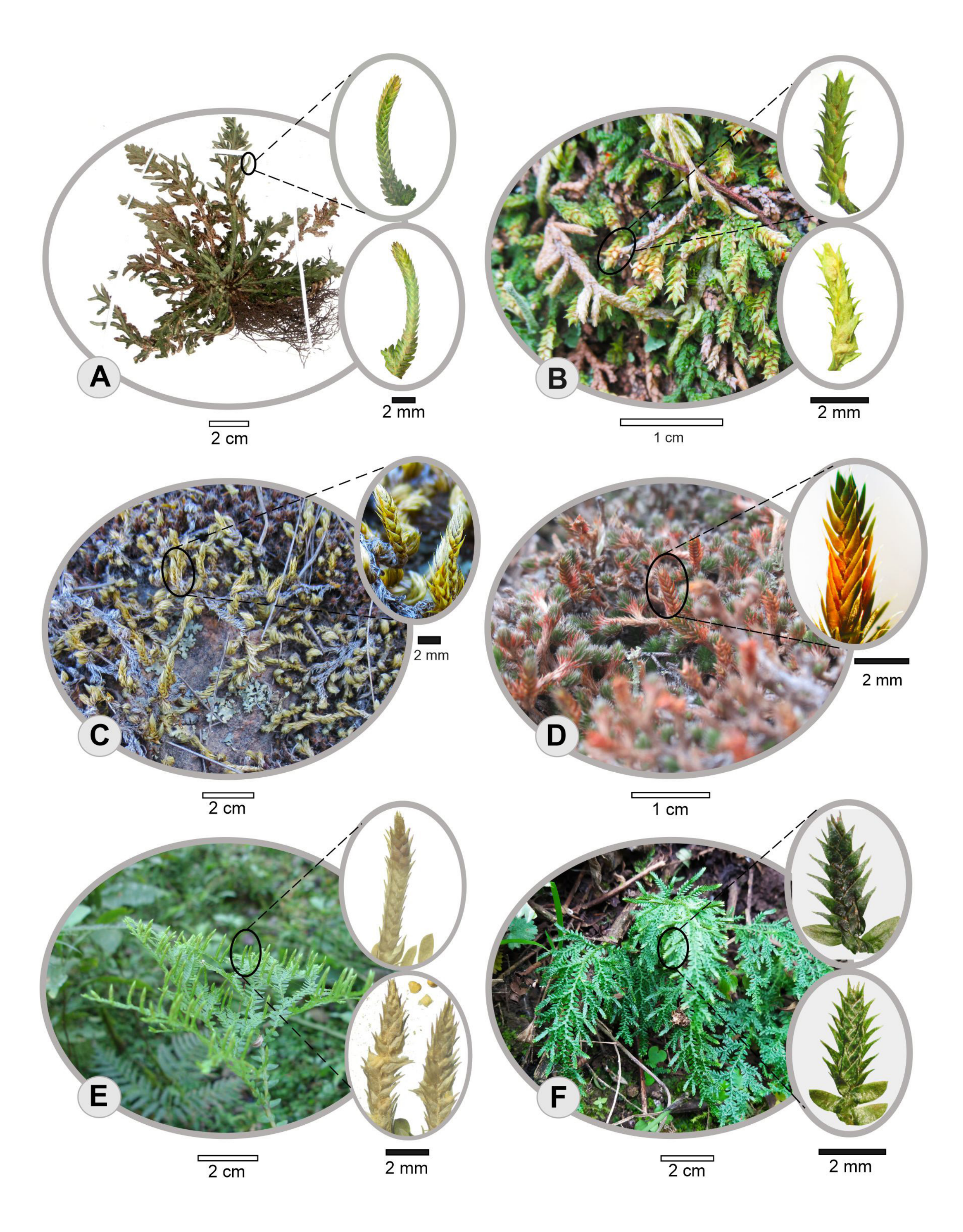


Figura 1. Estróbilos de *Selaginella*. **A**. *S. convoluta*, estróbilos en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo). **B**. *S. microphylla*, estróbilos es vista dorsal (arriba) y ventral (abajo). **C**. *S. peruviana*, estróbilos. **D**. *S. sellowii*, estróbilos. **E**. *S. sulcata*, estróbilos erectos y en vista dorsal (arriba) y ventral con esporangios expulsados (abajo). **F**. *S. novae-hollandiae*, estróbilos bilaterales en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo).

Selaginella	Estróbilos			Esporangios			Esporofilos	
	Cantidad	Longitud (mm)	Ancho (mm)	Mi	Me	Ab	Longitud (mm)	Ancho (mm)
S. convoluta	8 - 34	6-12	1-1,5	8-42	0 - 26	0 - 22	1,5-2	1-1,5
S. microphylla	1 - 27	3-5	1-3	2-12	0 - 8	0 - 11	1-1,5	0,5-1
S. novae-hollandiae	1 -65	2,5-5	1-1,5	4 - 22	0 - 8	0 - 5	1-2	0,5-1
S. peruviana	1 - 22	3,5-6	0,3-2	2 - 25	0 - 16	0 - 2	2-3	0,5-1
S. sellowii	3 - 110	3-5,5	0,5-2	5 - 22	0 - 9	0 - 2	1,5-2,5	0,5-1
S. sulcata	5 - 83	6-7	0,5-1	3 - 13	1	0 - 36*	1-1,5	0,5-1

Tabla 1. Estróbilos de *Selaginella*: dimensiones de los estróbilos y esporofilos, y tipo de esporangios. "Mi": microesporangios; "Me": megaesporangios; "Ab": esporangios abortados; *esporofilos vacíos".

La menor cantidad, entre 20 y 40 se encuentra en *S. convoluta, S. microphylla,* y *S. peruviana*, y la mayor cantidad entre 50 y 110, en *S. novae-hollandiae, S. sellowii* y *S. sulcata.*

Los estróbilos son tetrágonos con esporofilos monomorfos en el plano dorsal y ventral en la mayoría de las especies (Fig. 1A-E), y bilaterales en *S. novae-hollandiae* (Fig. 1F). La longitud de los estróbilos alcanza los 12 mm en *S. convoluta,* en las restantes especies no superan los 6 o 7 mm; el ancho de los estróbilos es relativamente semejante, entre 1-1,5 en la mayoría, excepto *S. microphylla* tiene 3 mm (Tabla 1).

Los esporofilos son generalmente deltoides. *S. convoluta* y *S. microphylla* tiene esporofilos deltado-ovados con base redonda, margen ciliado y ápice acuminado (Fig. 2A, B); en *S. novae-hollandiae* los esporofilos son dimorfos (Fig. 2C), los esporofilos dorsales son ovado-lanceolados con un ala y ligeramente ascendentes y los esporofilos ventrales son ovado-deltados sin ala y ascendentes (Fig. 1F), ambos esporofilos tienen base redonda, margen ciliado y ápice largamente acuminado; en *S. peruviana* y *S. sellowii* son deltado-lanceolados con base biauriculada, margen con cilios cortos y ápice aristado (Fig. 2D, E) y en *S. sulcata* son deltado-ovados con base redonda, margen aserrado y ápice acuminado (Fig. 2F).

La longitud de los esporofilos es de 1 a 3 mm, *S. peruviana* y *S. sellowii* tienen los esporofilos más largos, de 2,5 a 3 mm, y *S. microphylla* y *S. sulcata* tienen los esporofilos más cortos, de 1 a 1,5 mm de largo; el ancho se los esporofilos no supera un milímetro en la mayoría de las especies, excepto en *S. convoluta* (Tabla 1).

Los esporofilos tienen microsporangios, megasporangios, esporangios abortados o carecen de contenido. En los estróbilos de las seis especies estudiadas predominan los microesporangios, superan con ca. 50 % a los megaesporangios (Tabla 1). La mayor cantidad de microesporangios (42) y megaesporangios (26) se registra en *S. convoluta*; la menor cantidad de microesporangios en *S. microphylla* (12) y de megaesporangios en *S. sulcata,* con solo una unidad.

Los esporangios abortados son frecuentes en todas las especies, aunque a veces no se presentan; generalmente se observan formados por cápsulas colapsadas de tamaño reducido, castañas a blanquecinas, sin esporas (Fig. 2A). Se encuentran desde dos esporangios abortados por estróbilo en *S. sellowii* y *S. peruviana,* hasta 22 en *S. convoluta.* En *S. sulcata,* a veces se encuentran hasta 36 esporofilos sin contenido (Tabla 1).

En la distribución de los micro y megasporangios sobre la cara dorsal y ventral de los estróbilos, se determinan cuatro patrones:

Tipo I: cara dorsal microesporangiada y cara ventral megaesporangiada en su totalidad (Figs. 2A-B), en *S. convoluta*, *S. microphylla* y *S. novae-hollandiae*.

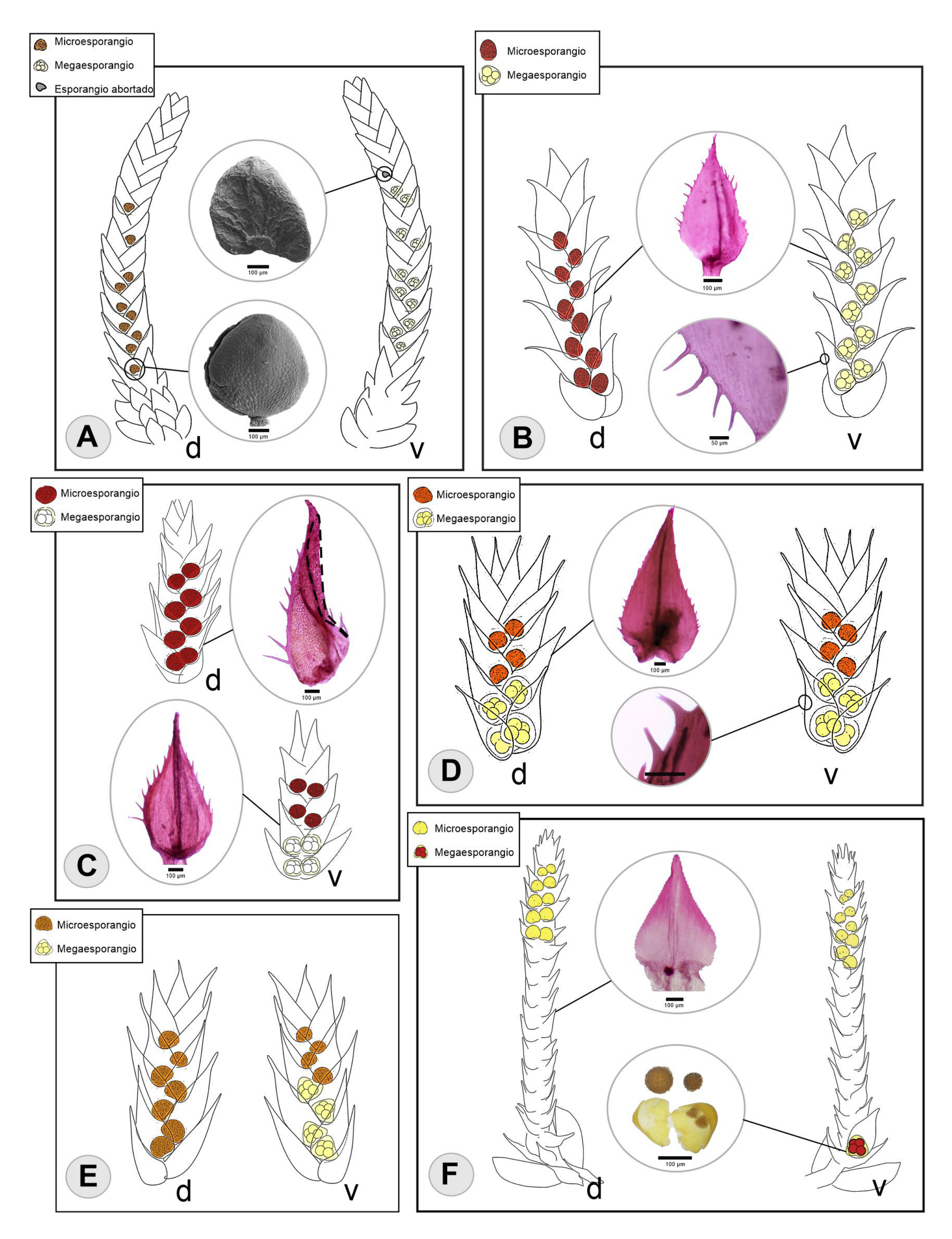


Figura 2. Esporofilos y esporangios en *Selaginella*. **A**. *S. convoluta*, patrón de distribución Tipo I, detalle esporangio abortado (arriba) y esporangio maduro (abajo). **B**. *S. microphylla*, patrón de distribución Tipo I, detalle de esporofilo (arriba) y margen ciliado (abajo). **C**. *S. novae-hollandiae*, patrón de distribución Tipo II, con detalle de esporofilo dorsal con ala (línea discontinua) y esporofilo ventral (abajo). **D**. *S. peruviana*, patrón de distribución Tipo IV, detalle de esporofilo (arriba) y cilios cortos (abajo). **E**. *S. sellowii*, patrón de distribución Tipo II. **F**. *S. sulcata*, patrón de distribución Tipo III, detalle de esporofilo (arriba) y un único megaesporangio con cuatro megasporas (abajo). "d": dorsal; "v": ventral.

Tipo II: cara dorsal microesporangiada y cara ventral con megaesporangios basales y microesporangios distales (Figs. 2C, E), en *S. novae-hollandiae, S. peruviana y S. sellowii.*

Tipo III: cara dorsal microesporangiada y cara ventral con un solo megaesporangio basal, los restantes son microesporangios (Fig. 2F), en *S. sulcata*,

Tipo IV: cara dorsal y ventral con megaesporangios basales y microesporangios distales (Fig. 2D), en *S. peruviana*.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies estudiadas, *Selaginella novae-hollandiae* y *S. sulcata*, son mesofíticas de sotobosque subtropical, y *S. convoluta, S. microphylla, S. peruviana* y *S. sellowii*, son xerófitas de ambientes expuestos (Martínez & Ponce, 2016; Smith & Kessler, 2018); además, *S. convoluta* y *S. sellowii* son especies reviviscentes (Centurion & Kraljevic, 1996),

De acuerdo a la clasificación subgénerica propuesta por Weststrand & Korall (2016), *S. convoluta, S. microphylla* y *S. novae-hollandiae* corresponden al subgénero *Stachygynandrum* (P.Beauv. ex Mirb.) Baker; *S. peruviana* y *S. sellowii* al subg. *Rupestrae* Weststrand & Korall, y *S. sulcata* al subg. *Gymnogynum* (P.Beauv.) Weststrand & Korall.

Los estróbilos, en todas las especies, son erectos, esta posición contribuiría a la dispersión pasiva de las esporas por la acción del viento (Schneller *et al*., 2008); la ausencia de esporangios en los esporofilos de *S. sulcata* puede explicarse por un mecanismo de dispersión activa, producida por la expulsión total de los esporangios maduros. Este mecanismo de dispersión se observó en seis especies del subg. *Gymnogynum*, *S. diffusa* (C. Presl) Spring, *S. eurynota* A. Braun, *S. galeottii* Spring, *S. horizontalis* (C. Presl) Spring, *S. silvestris* Aspl. y *S. kraussiana* (Kunze) A. Braun (Koller & Scheckler, 1986; Schneller *et al.*, 2008), a través del cual los esporangios abiertos son expulsados hasta 20 cm de la planta.

Según la forma de los estróbilos, Quansah & Thomas (1985) y Singh *et al*. (2014) diferencian dos tipos, tetrágonos y bilaterales. Los estróbilos tetrágonos con esporofilos monomorfos se encuentran en *S. convoluta, S. microphylla, S. peruviana, S. sellowii* y *S. sulcata*, y en otras especies de los subgéneros *Rupestrae, Gymnogynum* y *Stachygynandrum* (Weststrand & Korall, 2016); mientras que los estróbilos bilaterales, con esporofilos dimorfos, se registran en *S. novae-hollandiae*, este tipo de estróbilo se presenta en numerosas especies, sudamericanas, africanas y de India, del subg. *Stachygynandrum* (Alston *et al.*, 1981; Quansah & Thomas, 1985; Singh *et al*., 2014).

La morfología de los esporofilos es deltoide, con variaciones entre especies en la forma de la base, margen, ápice y tamaño, lo que concuerda con Dahlen (1988) que señala que la base de los esporofilos es distintiva entre las especies y Singh *et al.* (2014) observa que en doce especies de India la morfología es constante para cada especie.

Los esporangios abortados han sido descritos como pequeñas estructuras deformes que no desarrollan esporas, y su ocurrencia está ampliamente extendida entre las especies de Selaginella (Mitchell, 1910; Graustein, 1930; Brooks, 1973; Webster, 1974). Según Mitchell (1910) y Webster (1974) la ocurrencia de aborto permite la reserva de nutrientes para el desarrollo completo de algunos esporangios y aumenta la eficiencia en la producción de las esporas en condiciones de estrés, en este estudio se encontró el mayor número de esporangios abortados en *S. convoluta*.

La distribución de los esporangios en los estróbilos, indica que los microsporangios predominan sobre la cara dorsal y los megaesporangios son escasos y se ubican generalmente en la cara ventral, esta disposición según Haig & Westoby (1989) y Petersen & Burd (2018) constituye un mecanismo de protección de las megásporas, las que tienen reserva diferencial de nutrientes para el establecimiento de la próxima generación de esporofitos.

La organización de los esporangios en los estróbilos ha sido abordada para especies

de diferentes continentes y se han propuesto hasta 12 patrones diferentes de estróbilos: (I) con esporangios dispersos, (II) con estróbilos megaesporangiados, (III) con estróbilos microesporangiados, (IV) con megaesporangios dorsales y microesporangios ventrales, (V) con megaesporangios dorsales y esporofilos ventrales estériles, (VI) con microesporangios dorsales y megaesporangios ventrales, (VII) con microesporangios dorsales y en el lado ventral ambos tipos de esporangios, (VIII) con megaesporangios basales y microesporangios apicales, (IX) con un megaesporangio basal, (X) con megaesporangios o esporofilos basales estériles y microesporangios apicales, (XI) con megaesporangios basales y apicales y una zona intermedia con microesporangios, (XII) estróbilos con una zona basal y superior con microesporangios y una zona intermedia con megaesporangios (Horner & Arnott, 1963; de la Sota & Morbelli, 1980; Fraile & Riba, 1981; Quansah, 1988; Singh *et al*., 2014).

En las especies estudiadas se encuentran cuatro patrones, tres de ellos fueron descritos, el tipo I en *S. convoluta* y *S. microphylla*, también fue observado en 20 especies norteamericanas por Horner & Arnott (1963) y en *S. peruviana* y *S. sellowii* por de la Sota & Morbelli (1980), el tipo III, con solo un megasporangio sobre la cara ventral se observó en *S. sulcata*, y fue descrito por Fraile & Riba (1981) para cuatro especies del subg. *Gymnogynum*, y el tipo IV fue descripto por de la Sota & Morbelli (1980) para *S. peruviana* y *S. sellowii*, aquí registrado solo en la primera especie; el tipo II se describe en dos especies xerófitas, *S. peruviana y S. sellowii,* y en *S. novae-hollandiae*.

La distribución de los esporangios sobre los estróbilos es distintiva en *S. sulcata,* las restantes especies comparten patrones o presentan más de una organización de los esporangios sobre los estróbilos.

Se concluye que los caracteres morfológicos de los estróbilos, tales como, forma, tamaño y posición, la morfología de los esporofilos, y distribución de los esporangios en los estróbilos caracterizan a cada especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores de los herbarios citados por brindar acceso a los ejemplares estudiados, a Dalma Jaimez, Janet Chambi y Adrián Jarsun por la colaboración durante el trabajo de campo y al Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta (Proy. A 2736/00) por el financiamiento para este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

Alston A. H. G., Jermy A. & J. Rankin. 1981. The genus *Selaginella* in Tropical South America. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Bot.)*. 9: 233-330. https://doi.org/10.2307/1546531

Arrigo N., Therrien J., Anderson C. L., Windham M. D., Haufler C. H. & M. S Barker. 2013. A total evidence approach to understanding phylogenetic relationships and ecological diversity in *Selaginella* subg. *Tetragonostachys*. *Am. J. Bot.* 100: 1672-1682. https://doi.org/10.3732/ajb.1200426

Beentje H. 2010. *The Kew Plant Glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Kew: Royal Botanic Gardens.

Brooks K. 1973. Reproductive Biology of *Selaginella*. *Plant Physiol.* 51: 718-722. https://doi.org/10.1104/pp.51.4.718

Centurion T.R. & I.J. Kraljevic. 1996. *Las plantas útiles de Lomerío*. Santa Cruz, Bolivia.

Dahlen M. A. 1988. Taxonomy of *Selaginella*: a study of characters, techniques, and classification in the Hong Kong species. *Bot. J. Linn. Soc.* 98: 277-302. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb01704.x

de la Sota E. R. & M. A. Morbelli. 1980. Distribución de esporangios en estróbilos de las especies sudamericanas de *Selaginella* Pal. Beauv. I. *Selaginella peruviana* (Milde) Hieron. y *S. sellowii* Hieron. *Physis* 40(98): 39-53.

Dizzeo de Strittmater, C. 1973. Técnica de diafanizado de frondes. En: D'Ambrogio de Argüeso A. (ed.), *Técnicas en Histología Vegetal*. Buenos Aires.

Fraile M. E. & R. Riba. 1981. Distribución esporangial en estróbilos de especies de *Selaginella*. *Bol. Soc. Bot. México*. 41: 33-40. https://doi.org/10.17129/botsci.1246.

Graustein J. E. 1930. Evidences of Hybridism in *Selaginella*. *Bot. Gaz.* 90: 46-74. https://doi.org/10.1086/334084.

Haig D. & M. Westoby. 1989. Selective forces

in the emergence of the seed habit. *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 215-238. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01576.x

Horner H. T. & H. J. Arnott. 1963. Sporangial Arrangement in North American Species of *Selaginella*. *Bot. Gaz.* 124: 371-383.

Jermy A. C. 1986. Subgeneric Names in *Selaginella*. *Br. Fern. Gaz.* 13: 117-118.

Jermy A. C. 1990. Selaginellaceae. En: Kubitzki K., Kramer K. U. & P. S. Green (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants, Pteridophytes and Gymnosperms*, pp. 39-45. Springer, Berlin.

Klaus K. V., Schulz C, Bauer D. S. & T. Stutzel. 2016. Historical biogeography of the ancient lycophyte genus *Selaginella* early adaptation to xeric habitats on Pangea. *Cladistics*. 33. https://doi.org/10.1111/cla.12184.

Koller A. L. & S. E. Scheckler. 1986. Variations in microsporangia and microspore dispersal in *Selaginella*. *Am. J. Bot.* 73: 1274-1288. https://doi.org/10.2307/2444062.

Korall P. & P. Kenrick. 2002. Phylogenetic relationships in Selaginellaceae based on rbcL sequences. *Am. J. Bot.* 89: 506-517. https://doi.org/10.3732/ajb.89.3.506

Lellinger D. B. 2002. A Modern Multilingual Glossary for Taxonomic Pteridology. Pteridología 3: 1-264. https://doi.org/10.1640/0002-8444(2003)093[0164:r]2.0.co;2

Martínez O. G. & M. M. Ponce. 2016. Selaginellaceae Willk. En: Zuloaga F. O. & M. J. Belgrano (eds.) *Flora Vascular de la República Argentina.* Vol. 2: 33-44. Buenos Aires. Estudio Sigma.

Mickel J. T., Smith A. R. & I. A. Valdespino. 2004. *Selaginella.* En: Mickel J. T. & A. R Smith (eds.), *The Pteridophytes of Mexico,* pp. 550-602. Memoirs of the New York Botanical Garden.

Mitchell G. 1910. Contributions towards a knowledge of the anatomy of *Selaginella*. Part V. The strobilus. *Ann. Bot.* 24: 19-33. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089254.

Mukhopadhyay R. & U. Sen. 1981. The occurrence of a laminal flap in *Selaginella*. *Fern Gaz.* 12: 180-181.

Petersen K. & M. Burd. 2018. The adaptive value of heterospory: Evidence from *Selaginella*. *Evolution*. 72: 1080-1091. https://doi.org/10.1111/evo.13484

Quansah N. & B. Thomas. 1985. Sporophyll-Pteryx in African and American *Selaginella*. *Fern Gaz*. 13: 49-52.

Quansah N. 1988. Sporangial distribution patterns in the strobili of African and Madagascan *Selaginella*. *Ann. Bot.* 61: 243-247. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087550.

Schneller J., Gerber H. & A. Zuppiger. 2008. Speed and force of spore ejection in *Selaginella martensii*. *Bot. Helv.* 118: 13-20. https://doi.org/10.1007/s00035-008-0814-6.

Singh S.K., Yada B.B., Srivastava M., Shukla P.K. & G.K. Srivastava. 2014. Comparative morphological studies on spikes of Indian *Selaginella* Beauv. *Plant Syst. Evol.* 300: 1235-1245. https://doi.org/10.1007/s00606-013-0958-8.

Smith A. R. & M. Kessler. 2018. Prodromus of a fern flora for Bolivia. III. Selaginellaceae. *Phytotaxa* 344: 248-258. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.344.3.5

Sykes M. & W. Stiles. 1910. The cones of the genus *Selaginella*. *Ann. Bot* .24: 523-536.

Thiers B. (permanentemente actualizado, 2022). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. http://sweetgum.nybg.org/science/ih/

Tryon A. F. & B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophyta. Surface, Wall Structure, and Diversity Based on Electron Microscope Studies. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8991-0.

Walton J. & A. H. G. Alston. 1938. Lycopodiinae. En: Verdoorn F. (ed.), *Manual of Pteridology,* pp. 500-506. Springer Netherlands, Dordrecht.

Webster T. R. 1974. Morphology of abortive sporangia and "sporangioids" in microsporangiate strobili of *Selaginella umbrosa*. *Bot. Gaz.* 135: 224-227. https://doi.org/10.1086/336756

Weststrand S. & P. Korall. 2016. A subgeneric classification of *Selaginella* (Selaginellaceae). *Am. J. Bot.* 103: 2160-2169.https://doi.org/10.3732/ajb.1600288

Zhou X. M. & L. B. Zhang. 2015. A classification of *Selaginella* (Selaginellaceae) based on molecular (chloroplast and nuclear), macromorphological, and spore features. *Taxon* 64: 1117-1140. https://doi.org/10.12705/646.2

Zhou X. M., Rothfels C. J., Zhang L., He Z. R., Le Péchon T., He H., Lu N. T., Knapp R., Lorence D., He X. J., Gao X. F., & L. B. Zhang. 2015. A large-scale phylogeny of the lycophyte genus *Selaginella* (Selaginellaceae: Lycopodiopsida) based on plastid and nuclear loci. *Cladistics*. 32: 360-389. https://doi.org/10.1111/cla.12136